

◆◆◆ コラム ◆◆◆

われわれが日々食べている農作物は、もともと野生植物から人間が長い時間かけて選び出して作り出したものです。たとえば、野生のイネは実るとほろほろと種子が落ちて種子を広げていきます（脱粒性があるといいます）が、栽培されているイネでは実って種子が自然に落ちるといった性質が失われています。収穫するのに種子が落ちるといのは都合が悪いからです。また、野生のイネは種子をとって播いても休眠しているためにすぐには発芽しません（休眠性があるといいます）が、栽培されているイネは種子を播いたら一斉に発芽します。休眠性という性質も人間が栽培するのに都合が悪いので失われています。脱粒性や休眠性の有無などの違いは、遺伝子で決まっています。このように野生のものが、人間の栽培や収穫という「選択」によって人間の都合のよい性質のものへと遺伝的に変化していくことを「栽培化（ドメスティケーション）」といいます。

道端に生えているエノコログサ（ネコジャラシ）がこのようなして栽培化されたものが、今回取り上げる、雑穀の一つのアワです。アワは、今では栽培が少なくなっていますが、古くは世界の古代文明の一つである黄河文明の主食であったと考えられていますし、日本でも古くから栽培されており重要な食物であったとされています。このような作物のルーツを探ることは、食物史や文化史的には重要なことです。また、アワ（とエノコログサ）は、遺伝学の研究がしやすい植物であるとして注目されており、遺伝情報（ゲノム配列）が解明されました。このような情報を用いて、エノコログサからどのようにしてアワになったのか、さらに人間がアワを広めていく中でどのように多様化していったのかを解明しようとしています。栽培化や多様化は人間の選択による進化の一つであり進化生物学の分野の研究として興味深いトピックでもあります。この解説では、アワのルーツの研究とアワの多様化にかかわる2つの遺伝子の進化の研究について取り上げています。

ンドの乾燥地農業での重要性以外に、もう一つ注目されていることがある。それは、ゲノム研究の材料として優れていることである。優れている点としては、ゲノムサイズが小さく、染色体数の少ない2倍体であること、自殖性であるということ、栽培しやすいことが挙げられる。さらに、 C_4 植物であることや北米などでバイオエタノール作物として利用されているスイッチグラスなどと近縁であることということもあり、祖先野生種のエノコログサ（後述）とともにイネ科キビ亜科のモデル植物という位置づけで、近年、ゲノム配列が解読された^(3,4)。ゲノム配列情報を基に、 C_4 光合成の機構やストレス耐性や収量性などについても研究がなされているが、さらに野生種から作物への栽培化や品種間のさまざまな形質の分化を引き起こした遺伝的なメカニズムも調べることができるようになった。後半は筆者らが行った、人為選択や自然選択にかかわる遺伝子の解析について解説したい。

アワの起源地をめぐる、さまざまな仮説

アワの学名は *Setaria italica* (L.) P. Beauv. といい、祖先野生種はわれわれの身近なエノコログサ（ネコジャラシ (*S. italica* ssp. *viridis*=*S. viridis*)) である⁽⁵⁾。考古学的には、旧大陸で最も古くに栽培化された作物の一つであるとされ、最も古いものは、黄河流域の斐李崗遺跡・磁山遺跡で、紀元前およそ5000~6000年と年代測

定されている^(6,7)。それ以外にもヨーロッパなどでも比較的古い時代の遺跡から見いだされており、ユーラシア初期の農耕を支えていたようである。特に、黄河文明では主食であったとされている⁽⁶⁾。

作物の起源地を探るうえで、大きな手掛かりになるのが祖先野生種の分布であるが、上に述べたエノコログサは、ユーラシアの温帯域に広く分布しており、アワの起源地の問題を複雑にしている。世界中を探索し、栽培植物の起源地の研究を推し進めたソ連の遺伝学者N. I. ヴァヴィロフはその著書『栽培植物の発祥地の研究』でアワの品種の多様性の中心は、中国と日本を含む東アジアであるとしている⁽⁸⁾。また、アメリカのJ. R. ハーランは、考古学的なデータから考えるとアワは中国とヨーロッパで独立に栽培化されたのではないかと著書『Crops and Man』で述べている⁽⁹⁾。一方で、阪本寧男は、これらと異なる説を提唱している。それは、中央アジアからアフガニスタン-パキスタン-インド北西部の地域でアワが栽培化され東西に伝わったという説である⁽¹¹⁾。この説では、中国が起源地からはずされており、極めてユニークな仮説であるといえる。なお、インドが起源地という説は、農学者・中尾佐助の著作『栽培植物と農耕の起源』でも提唱されている⁽¹⁰⁾。

形態や雑種不稔性による、在来品種の変異と分類：DNA マーカー以前の研究

アワの在来品種は、極めて多様である。例として、穂

の形態の変異を図1に示す。また、草型について調査すると、日本の品種は、あまり分けつせず大きな穂を1個体につき数個つける品種が多いが、パキスタン北西部やアフガニスタン、中央アジアには、たくさんの分けつに小さな穂をたくさんつける、一見してエノコログサのような草型のものが多く、原始的な草型であるとされる。阪本(1988)はこの原始的なものがユーラシア中央部に見られるということをもこの地域が起源地であることの根拠の一つとしている⁽¹⁾。しかしながら、一方でこれらは、比較的新しい時代に、ほかの地域のものとは独立に栽培化されたのであるという見方も可能である⁽¹¹⁾。形態だけで、起源を論ずるのは限界があるというべきであろう。

品種間の雑種の不稔性は、品種の遺伝的な分化を表す



図1 ■ ユーラシア各地から収集されたアワの穂の多様性

指標である。イネでは、アジアイネの品種間で交雑不稔性により分類すると2つの大きなグループに分かれることが報告されており⁽¹²⁾、これらはのちにインディカとジャポニカと分類されている。アワでも同様に、ユーラシアの品種間でも同様に雑種不稔性が見いだされた⁽¹³⁾。これらのうち、日本の品種をテスター A、台湾の蘭嶼の品種をテスター B、ベルギーの品種をテスター Cとして、ユーラシアのさまざまな地域からの品種とF₁雑種を作出し、F₁雑種の花粉稔性を調べることによりユーラシア全体の品種を6つのグループ (A, B, C, AC, BC, X型) に分けることができた⁽¹³⁾。A型は日本、韓国、中国北部、B型は日本の南西諸島と台湾、C型は主にヨーロッパに集中的に分布していた。また、X型の一部はのちにD型と分類され、台湾の蘭嶼とフィリピンのバタン諸島に分布していた (図2a)。AC型とBC型はそれぞれアフガニスタンとインドに集中的に分布していた。阪本の説では、これらACやBC型は、遺伝的に未分化なものと考え、上に述べた原始的な草型と考えあわせて、この地域が起源地であるとしている。

DNA マーカーを用いた品種分類と系統分化の研究

作物の品種分化は、1元起源と仮定した場合、野生種から栽培型(作物)が生みだされてからせいぜい1万年程度であるために、遺伝的な分化の程度は低く、品種の系統関係を明らかにするためには精度の高い解析が必要とされる。筆者らは以下のようないくつかの方法で解析し

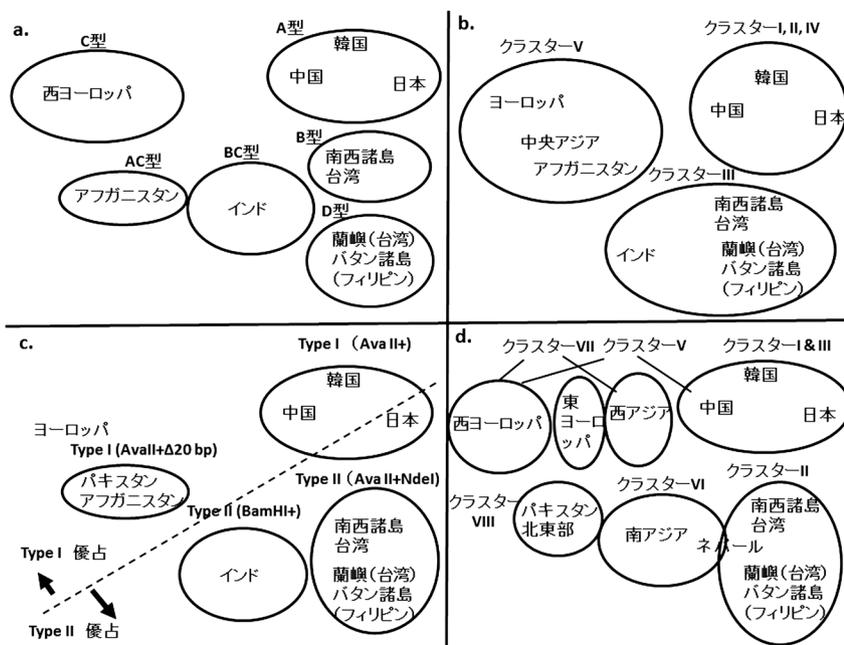


図2 ■ さまざまな系統解析法によるアワ地域品種群の分類

a: 雑種不稔性. b: RFLPによる系統解析. c: rDNAのPCR-RFLP. d: TDマーカーに基づく系統解析.

ているので紹介したい。

筆者らのグループは62の在来品種に対して16のRFLP遺伝子座の調査を行い、系統関係を調査し、クラスターI~Vに分類した⁽¹⁴⁾。図2bに示したように、クラスターIおよびIIは東アジア（日本・韓国・中国）の品種が主に含まれ、クラスターIIIは、日本の南西諸島、台湾、フィリピン、インドの品種といった亜熱帯～熱帯の品種が含まれた。クラスターIVは東アジアやネパール、ミャンマーの品種、クラスターVにはアフガニスタン、中央アジア、ヨーロッパの品種が含まれ、地域品種群に分化していること、中国の品種が多様であることが示された。

また、リボゾームDNA (rDNA) の遺伝子間領域の長さや塩基置換に着目し、480品種についてPCR-RFLP解析を行ってまとめたものが図2cである。I型とII型の違いは遺伝子間領域の長さの違い、その中のa, b, c…は制限酵素サイトの有無などを反映している。雑種不稔性ほど明瞭ではないが、地理的な分化が認められ、東アジア品種が遺伝的に多様であることが明らかとなった⁽¹⁵⁾。

また、近年、ゲノム中のトランスポゾンの配列とAFLPの技術を組み合わせたトランスポゾンディスプレイ (TD) 法を用いて、425の在来品種、12系統のエノコログサについて調査し、系統解析を行った⁽¹⁶⁾。この結果に基づき、クラスターごとに分けて地理的な分布を調べると、図2dにまとめられるような結果となった。この結果もほかの系統解析の結果と同様に、地理的な分化が認められることと、東アジア品種が多様であることというを示している。

また、中国のグループが近年、916品種（ほとんど中国品種で、日本、韓国、東南アジア、南アジア、中央アジア、ヨーロッパ、アフリカなどの品種も含む）について大規模なSNPの調査を行っている⁽¹⁷⁾。結果、292の春播きの品種（タイプ1）と624の夏播きの品種（type 2）に分けられた。中国の中でいうと前者は中国北方の品種であり、後者は中国中部から南部の温暖な気候の品種である。残念ながら、大部分が中国の材料であるので、今後は世界的な品種の詳細な解析が必要とされる。

ここまでの結論であるが、ユーラシア全体のアワの在来品種において、比較的明瞭な地理的なグループに分かれること、中国など東アジアの品種が多様であることは、どの解析でもおおむね一致している。地理的なグループに分かれることはアワの品種群が歴史的に複雑なやりとりをしてきたというよりも、各地域に広がってその土地その土地の在来品種となってきたことを示唆している。多様性が東アジアにあるということについては、

さまざまな解釈が可能であろうが、考古学的な古さと考えあわせると、中国は起源地の一つと解釈するべきではないであろうかと考えられる。地理的分化がかなり明瞭であることは、中国以外の場所でも栽培化された可能性も示唆しているが、今後の解析が必要であろう。

■ 選択のかかる遺伝子の進化：GBSSI遺伝子とPPO遺伝子

上で述べたのは、人為選択や自然選択のかからないような領域による系統解析の結果であるが、近年、栽培化や多様化にかかわる遺伝子を直接、調べることも可能となってきた。ここでは、選択のかかる遺伝子2つの解析結果を取り上げたい。一つは、ウルチ／モチの違いにかかわる顆粒結合性デンプン合成酵素 (GBSSI) 遺伝子であり、もう一つは、穎果 (粃) のフェノール着色性にかかわるポリフェノール酸化酵素 (PPO) 遺伝子である。

1. GBSSI遺伝子の進化

穀類のデンプンは胚乳に貯蔵され、それがわれわれの炭水化物源となる。デンプンは通常のウルチ性では20%程度のアミロースと残り80%程度のアミロペクチンから構成される⁽¹⁸⁾。われわれが知っている「モチ」性品種は、これから1遺伝子が機能欠失突然変異を起こしたものであり、アミロース含量がほぼ0%で粘り気の高い食感となる。遺伝学には、モチ性変異体は、顆粒結合性デンプン合成酵素 (GBSSI) の機能が失われたものである。モチ性の在来品種は、イネ、アワ、キビ、オオムギ、モロコシ、ハトムギ、トウモロコシで知られている⁽¹⁸⁾。これらに加えて、ここ最近の近代育種でコムギやヒエでもモチ性品種が作られている^(19, 20)。これらの穀類で、東アジアや東南アジアでのみモチ性の在来品種が成立していることが阪本寧男によって示されており、非常に興味深い。これは、おそらく文化的な嗜好性によるものであらうとされており、文化的な選択のかかった遺伝子と言える⁽²⁰⁾。穀類の種内ではこのような機能欠失変異は一度起こったものが広がったものなのだろうか、それとも独立に複数回起こったのであろうか？ 筆者らはアワの種内でもモチ性の起源をGBSSI遺伝子の構造変異を基に調査した^(21, 22)。

その結果、正常型の遺伝子は14のエキソンと13のイントロンからなる構造をしているが、モチ性のものは、第1イントロン、第3エキソン、第10エキソン、第12イントロンのいずれかにトランスポゾンが挿入されていることが明らかとなった (図3)。また、モチとウルチの

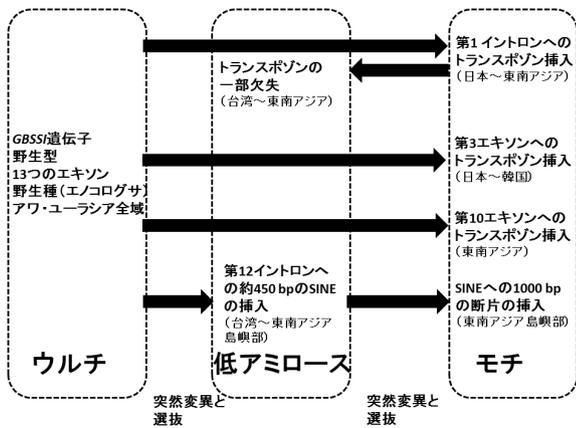


図3 ■ アワ *GBSSI* 遺伝子の進化と形質（ウルチ性、低アミロース、モチ性）の関連の簡略

⇒は変異の方向を示す。

中間の低アミロースも知られているが、第1イントロンに挿入されたトランスポゾンの一部が欠失しているか、第12イントロンの挿入が起こる前に短い挿入があることにより、遺伝子の発現量が低くなっていることも明らかとなった。図3にまとめたように、人類がアワを栽培して広げていくという歴史の中で、アワの *GBSSI* 遺伝子の中にトランスポゾンの挿入が起こり、遺伝子が機能欠失することにより食感の粘り気が増したものを人間が選抜するということが複数回独立に起こったと考えられる。これに対して、アジアでもう一つ古い穀物であるイネでは、モチの起源は1回であるとされており⁽²³⁾、対照的である。イネとアワどちらのほうが古くにモチ性品種が生じたのか興味深いところである。

2. フェノール反応性とポリフェノール酸化酵素 (*PPO*) 遺伝子の変異について

フェノール反応とは、穀物の粃をフェノールの溶液につけておくと、黒く着色される反応のことをいう⁽²⁴⁾。イネでは、品種間でフェノール溶液により着色される品種（フェノール反応（+）型）と着色されない品種（フェノール反応（-）型）があることが古くからわかっており、日本の品種を含むいわゆるジャポニカ米の多くは後者でインディカ米の多くは前者であることが知られている。また、オオムギでも品種間差の調査が行われており、ほとんどのオオムギ品種ではフェノール反応（+）型であるが、極めてまれに（-）型があり、（-）型はシルクロード沿いに点在することが報告されている⁽²⁵⁾。アワでもこのようなフェノール反応性の変異はすでに報告されており、日本の南西諸島、台湾、フィリピン、ネパール、インドといった南方にフェノール反応

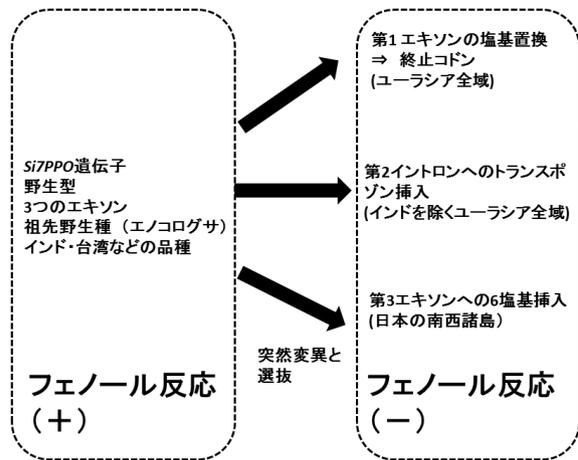


図4 ■ アワ *PPO* 遺伝子の進化とフェノール反応性との関連の簡略図

⇒は変異の方向を示す。

（+）型が認められるものの、ほとんどはフェノール反応（-）型であることが知られている⁽²⁶⁾。

これらのフェノール反応（+）型と（-）型の変異は1遺伝子で支配されており、ポリフェノール酸化酵素 (*PPO*) 遺伝子が原因であることが明らかとなっている。この形質の分子遺伝学的な解析はイネやオオムギで、比較的最近に行われている^(27, 28)。イネやオオムギでは *PPO* 遺伝子の正常型（フェノール反応（+）型）から機能欠失型（フェノール反応（-）型）への変異は独立に複数回起こっていることが明らかとなった。特に、オオムギの場合などはシルクロード沿いに極めて低頻度で見つかる変異なものにもかかわらず、独立に複数回機能欠失変異が起こっている。

アワゲノム配列に対して、イネの穎果（粃）で発現する *PPO* 遺伝子をクエリーとしてホモロジーサーチを行ったところ、第7染色体にホモログが発見され、これがアワの穎果で発現する *PPO* 遺伝子すなわちフェノール反応性にかかわる遺伝子であり、3つのエクソンからなることが明らかとなった⁽²⁹⁾。アワ480品種について、遺伝子の塩基配列レベルで解析したところ、アワのフェノール反応（-）型には3つあることが明らかとなった。すなわち、第1エクソンで終止コドンができていたタイプ、第2イントロンで遺伝子全長をはるかに超えるトランスポゾンが挿入されているタイプ、第3エクソンで6-bpの重複が生じ、結果としてアミノ酸2つが重複しているタイプである（図4）。終止コドン型はアジア・ヨーロッパの広い範囲に、トランスポゾン挿入型はインドを除くアジアおよびヨーロッパに広く分布していた。6塩基挿入型は極めてまれであり、日本の南西諸島にの

み分布していた。これについてはおそらく南西諸島に伝わる過程で生じたものであろう。ちなみに、祖先野生種のエノコログサについても調査を行ったところ、フェノール反応 (+) 型のみが認められた。イネ、オオムギ、アワでフェノール反応 (-) 型は、種間で平行して見られ、それぞれの種内においても複数回独立に生じている。このことは、栽培化が進むにつれ、何らかの適応条件下や人為選択下においてはフェノール反応 (-) 型の方向に淘汰が進むことを示している。ポリフェノール酸化酵素は、耐病性などにかかわるとされ、ある種の環境下や栽培条件下では不要になるのではないかというのが一つの仮説である。

今後の展望

数千年の歴史を経て野生植物から栽培植物になり伝播の過程でさまざまな環境への適応や人為選択をへて多様化してきた作物の進化の研究は、多くの人々の興味をひき付けてきた。われわれが研究しているアワもイネと並んでアジアをはじめとしたユーラシアの人々の食を古代から支えてきた作物である。ゲノムが解読され、光合成やストレス抵抗性のみならず、栽培化や多様化にかかわるさまざまな遺伝子の研究が進んでいくことも期待される。前半に述べた、栽培化の起源が一元か多元かの問題も、栽培化にかかわる遺伝子について、後半で行ったような構造解析を行っていくことにより解決していくであろう。また、さまざまな形質について多様性が認められているが、われわれの研究室では、穂の形 (図1) の遺伝子について解析中である。たとえば、ネコアシとかネコデと呼ばれる穂の先が枝分かれする形質は世界中のさまざまな地域で見られるが、ゲノム情報を用いて原因遺伝子の単離・解析を行おうとしている⁽³⁰⁾。ほかの作物では見られないような形質についても作物の起源や進化について明らかにしていきたい。アワの形質の遺伝学的研究は、人間の選択下ではどのように作物が多様化するのかを検討するうえで、極めて有用なモデルとなりうるであろうと考えている。

謝辞：共同研究者の皆さん、一緒に研究を行ってくれた研究室の学生の皆さん、本稿の初期稿に目を通してコメントして下さった県立広島大学生命環境学部、菅裕准教授、藤田景子助教に謝意を表します。

文献

- 1) 阪本寧男：“雑穀の来た道 ユーラシア民族植物誌から”，日本放送出版協会，1988。
- 2) 木村茂光編：“雑穀 畑作農耕論の地平”，青木書店，2003。
- 3) A. Doust, E. A. Kellogg, K. M. Devos & J. L. Bennetzen:

- Plant Physiol.*, **149**, 137 (2009).
- 4) J. L. Bennetzen, J. Schmutz, H. Wang, R. Percifield, J. Hawkins, A. C. Pontaroli, M. Estep, L. Feng, J. N. Vaughn, J. Grimwood *et al.*: *Nat. Biotechnol.*, **30**, 555 (2012).
 - 5) H. Kihara & E. Kishimoto: *Bot. Mag.*, **20**, 63 (1942).
 - 6) Y. Li & S. Z. Wu: *Euphytica*, **87**, 33 (1996).
 - 7) H. V. Hunt, M. V. Linden, X. Liu, G. Motuzaite-Matuzeviciute, S. Colledge & M. K. Jones: *Veg. Hist. Archaeobot.*, **17**(Suppl.), 5 (2008).
 - 8) N. I. Vavilov: “Studies on the origin of cultivated plants,” *Inst. Appl. Bot. Plant Breed.*, 1926.
 - 9) J. R. Harlan: “Crops and Man,” *Soc. Am. Agron Crop Sci. Soc. America*, Madison, WI, 1975.
 - 10) 中尾佐助：“栽培植物と農耕の起源”，岩波書店，1966。
 - 11) Y. Li, S. Z. Wu & Y. S. Cao: *Genet. Resour. Crop Evol.*, **45**, 279 (1995).
 - 12) 加藤茂苞・小坂 博・原 史六：九州大学農学部学芸雑誌，**3**, 132 (1928)。
 - 13) M. Kawase & S. Sakamoto: *Jpn. J. Breed.*, **37**, 1 (1987)。
 - 14) K. Fukunaga, Z. M. Wang, K. Kato & M. Kawase: *Genet. Resour. Crop Evol.*, **49**, 95 (2002)。
 - 15) M. Eda, A. Izumitani, K. Ichitani, M. Kawase & K. Fukunaga: *Genet. Resour. Crop Evol.*, **60**, 265 (2013)。
 - 16) R. Hirano, K. Naito, K. Fukunaga, K. N. Watanabe, R. Ohsawa, M. Kawase & F. Belzile: *Genome*, **54**, 498 (2011)。
 - 17) G. Jia, X. Huang, H. Zhi, Y. Zhao, Q. Zhao, W. Li, Y. Chai, L. Yang, K. Liu, H. Lu *et al.*: *Nat. Genet.*, **45**, 957 (2013)。
 - 18) 阪本寧男：“モチの文化誌—日本人のハレの食生活”，中央公論社，1989。
 - 19) T. Nakamura, M. Yamamori, H. Hirano, S. Hidaka & T. Nagamine: *Mol. Gen. Genet.*, **248**, 253 (1995)。
 - 20) T. Hoshino, T. Nakamura, Y. Seimiya, T. Kamada, G. Ishikawa, A. Ogasawara, S. Sagawa, M. Saito, H. Shimizu, M. Nishi *et al.*: *Plant Breed.*, **129**, 349 (2010)。
 - 21) K. Fukunaga, M. Kawase & K. Kato: *Mol. Genet. Genomics*, **268**, 214 (2002)。
 - 22) M. Kawase, K. Fukunaga & K. Kato: *Mol. Genet. Genomics*, **274**, 131 (2005)。
 - 23) K. M. Olsen & M. D. Purugganan: *Genetics*, **162**, 941 (2002)。
 - 24) 岡 彦一：育種学雑誌，**3**, 33 (1953)。
 - 25) K. Takeda & C. L. Chang: *Euphytica*, **90**, 217 (1996)。
 - 26) M. Kawase & S. Sakamoto: *Theor. Appl. Genet.*, **63**, 117 (1982)。
 - 27) Y. Yu, T. Tang, Q. Qian, Y. Wang, M. Yan, D. Zeng, B. Han, C. I. Wu, S. Shi & J. Li: *Plant Cell*, **20**, 2946 (2008)。
 - 28) S. Taketa, K. Matsuki, S. Amano, D. Saisho, E. Himi, N. Shitsukawa, T. Yuo, K. Noda & K. Takeda: *J. Exp. Bot.*, **61**, 3983 (2010)。
 - 29) T. Inoue, T. Yuo, T. Ohta, E. Hitomi, K. Ichitani, M. Kawase, S. Taketa & K. Fukunaga: *Mol. Genet. Genomics*, **290**, 1563 (2015)。
 - 30) H. Masumoto, H. Takagi, Y. Mukainari, R. Terauchi & K. Fukunaga: *Mol. Breed.*, **36**, 1 (2016)。

プロフィール



福永 健二 (Kenji FUKUNAGA)

<略歴>1992年京都大学農学部農学科卒業／1998年同大学大学院農学研究科博士課程修了／同年学術振興会特別研究員／2002年米国ウィスコンシン大学博士研究員／2003年フランス国立レンヌ第一大学博士研究員／2006年総合地球環境学研究所プロジェクト上級研究員などを経て／2007年県立広島大学生命環境学部准教授／2015年同教授，現在に至る<研究テーマと抱負>栽培植物の起源と進化について遺伝学的な立場から研究している<趣味>読書，博物館・美術館巡りなど

Copyright © 2017 公益社団法人日本農芸化学会
DOI: 10.1271/kagakutoseibutsu.55.98